第 23 卷 第 4 期 昆虫学报 Vol. 23, No. 4
1980 年 11 月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Nov., 1980

温度对棉铃虫实验种群生长的影响

吴坤君 陈玉平 李明辉
（中国科学院动物研究所）

摘要 在五种温度下，测定了棉铃虫未成熟期的发育速率并配合逻辑斯蒂曲线，它的发育起点温度和积温分别为10.87℃和505.03日度。组建了包括成虫期的生命表（l_x）和产雌特征生命表（m_x），计算了棉铃虫在不同温度下的内禀增长能力和理论的稳定年龄组配。当环境温度为30℃时，内禀增长能力最大（r_m = 0.1902），相应的周限增长速率 $\lambda = 1.210$/天，世代平均历期 $T = 31.27$ 天，净繁殖率 $R_0 = 347.25$。在15℃—35℃范围内，棉铃虫实验种群的内禀增长能力呈抛物线趋势，在该种群的理论稳定年龄组配中，未成熟期都占有很高的比例，成虫不到3%。

在任何一个特定环境条件中生活的每一种动物，都有一定的发育速率和存活率，并在其性成熟期陆续产生若干后代，动物种群在自然界的丰盛度就是这三方面特性综合作用的结果。动物种群的这些平均生物学特性既受环境条件的影响，也取决于物种的遗传性。动物本身的这种内在特性称为内禀增长能力 r_m。

内禀增长能力的概念最初是在社会人口统计中提出和使用的，Leslie & Ranson (1940) 首先把它应用于动物种群，Birch (1948)、Andrewartha & Birch (1954)、林昌善 (1964) 等曾先后在实验条件下测定过一些害虫的内禀增长能力，阐述了测定和计算方法，讨论了它在决定动物种群丰盛度和分布方面的意义，Laughlin (1965) 还比较了24种动物(大部分是昆虫)的内禀增长能力，讨论了其应用范围，上述研究对象基本上都是仓库害虫。六十年代以来，内禀增长能力的研究对象已扩及植食性害虫 (Lamb 1961; Barlow 1962; Laing 1969a; Shih *et al.* 1976) 和捕食性种类 (Laing 1969b)。White 等 (1977) 测定了一种捕食性螨 *Zetzellia mali* 的 r_m，通过比较讨论了它在苹果园中调节害虫种群的能力。

棉铃虫 *Heliothis armigera* (Hübner) 是我国棉区的一种重要害虫，随着综合防治的开展，需要我们对其基本生物学特性及环境因素对这些特性的影响有更深刻的了解。我们曾报道了棉铃虫在不同温度下的生命表（吴坤君等 1978），本文着重讨论温度对棉铃虫实验种群某些生物学特性、特别是对内禀增长能力的影响。

结 果 分 析

试验的材料与方法见前(吴坤君等 1978)，现将结果分析如下：

一、温度对发育速率和存活率的影响

棉铃虫未成熟期的发育历期随温度的升高而缩短（表 1），温度与发育速率之间呈逻

本文于 1979 年 2 月收到。
本项工作在马世骏教授指导下进行，并承审阅、修改文稿，特此致谢。

辑斯蒂曲线关系（图 1）。值得注意的是，在所有的试验温度下，雌蛹的发育速率均大于雄蛹，因而雌蛾的羽化往往先于雄蛾。

在棉铃虫的各个发育期中，以幼虫期的发育起点温度最低（8.36℃），蛹期最高（雌蛹

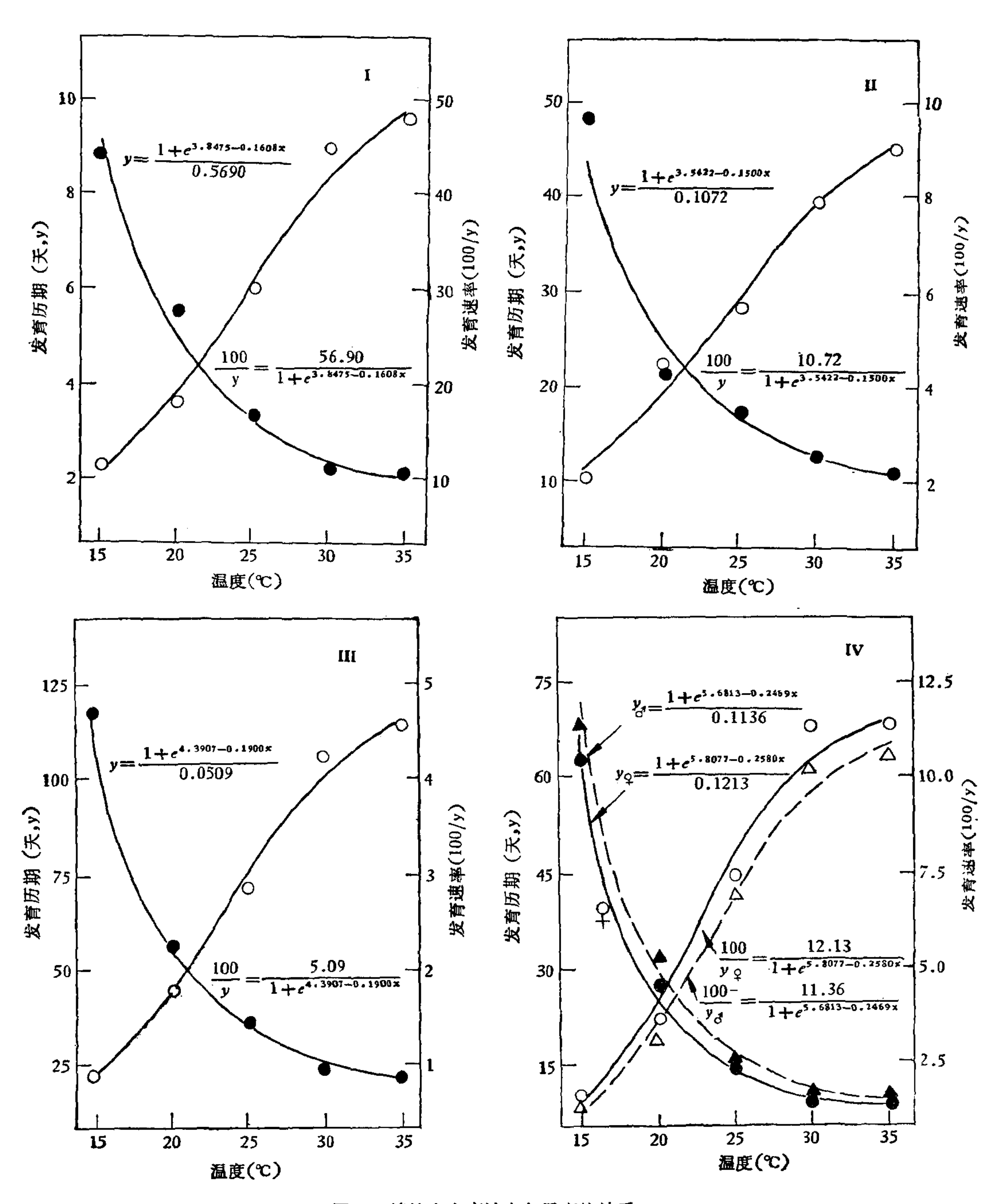


图 1　棉铃虫发育速率与温度的关系

●——●发育历期　○——○发育速率

I 卵期　II 幼虫期　III 整个未成熟期(♀)　IV 蛹期

12.70℃；雄蛹 12.95℃)．整个未成熟期发育的起点温度约为 11℃，积温约为 500 日度(表 2)。

成虫的寿命随温度的升高而缩短，两性成虫平均寿命与温度之间呈直线相关(图 2)，$y = 35.525 - 0.799x$，(y = 成虫平均寿命，天；x = 温度，℃)，相关系数 $r = -0.98$，

表 1 在五种温度下，棉铃虫的发育历期(天)和存活率(%)

温度(℃)		15	20	25	30	35
卵期		8.86±0.05	5.46±0.03	3.34±0.02	2.24±0.02	2.11±0.02
幼虫期		48.18±0.37	22.29±0.19	17.67±0.15	12.67±0.09	11.12±0.10
蛹期	♀	62.27±1.24	27.70±0.49	13.42±0.14	8.89±0.15	8.74±0.21
	♂	68.07±1.57	31.65±0.31	14.94±0.08	9.65±0.08	9.44±0.21
未成熟期合计	♀	118.64±1.35	55.53±0.88	34.34±0.32	23.88±0.25	21.98±0.23
	♂	126.59±1.66	59.35±0.50	36.03±0.24	24.44±0.16	23.00±0.28
成虫寿命(天)	♀	22.7±2.3	21.9±1.1	13.7±0.6	13.1±0.5	7.0±0.5
	♂	23.6±1.8	19.0±1.7	14.6±0.8	13.3±0.5	6.6±0.6
	平均	23.2	20.5	14.2	13.2	6.8
未成熟期存活率		29.7	48.2	56.3	61.4	44.0

表 2 棉铃虫不同发育期的发育起点温度和积温

发育期	卵期	幼虫期	蛹期		整个未成熟期
			♀	♂	
发育起点温度(℃)	10.11	8.36	12.70	12.95	10.87
积温(日度)	49.09	285.90	173.90	186.76	505.03

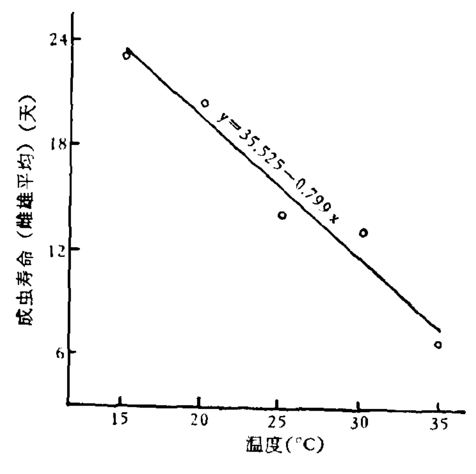


图 2 温度与棉铃虫成虫寿命的关系

概率 $p < 0.01$。

温度对棉铃虫未成熟期存活的影响前已报道，为分析方便起见，亦列入表 1 中。

二、温度对成虫产卵和存活的影响

温度不仅影响成虫的产卵量，而且还影响其寿命和产卵速率，这三方面都同昆虫的种群数量变动有关。在研究内禀增长能力时，一般都以不同年龄的成虫在单位时间内的平

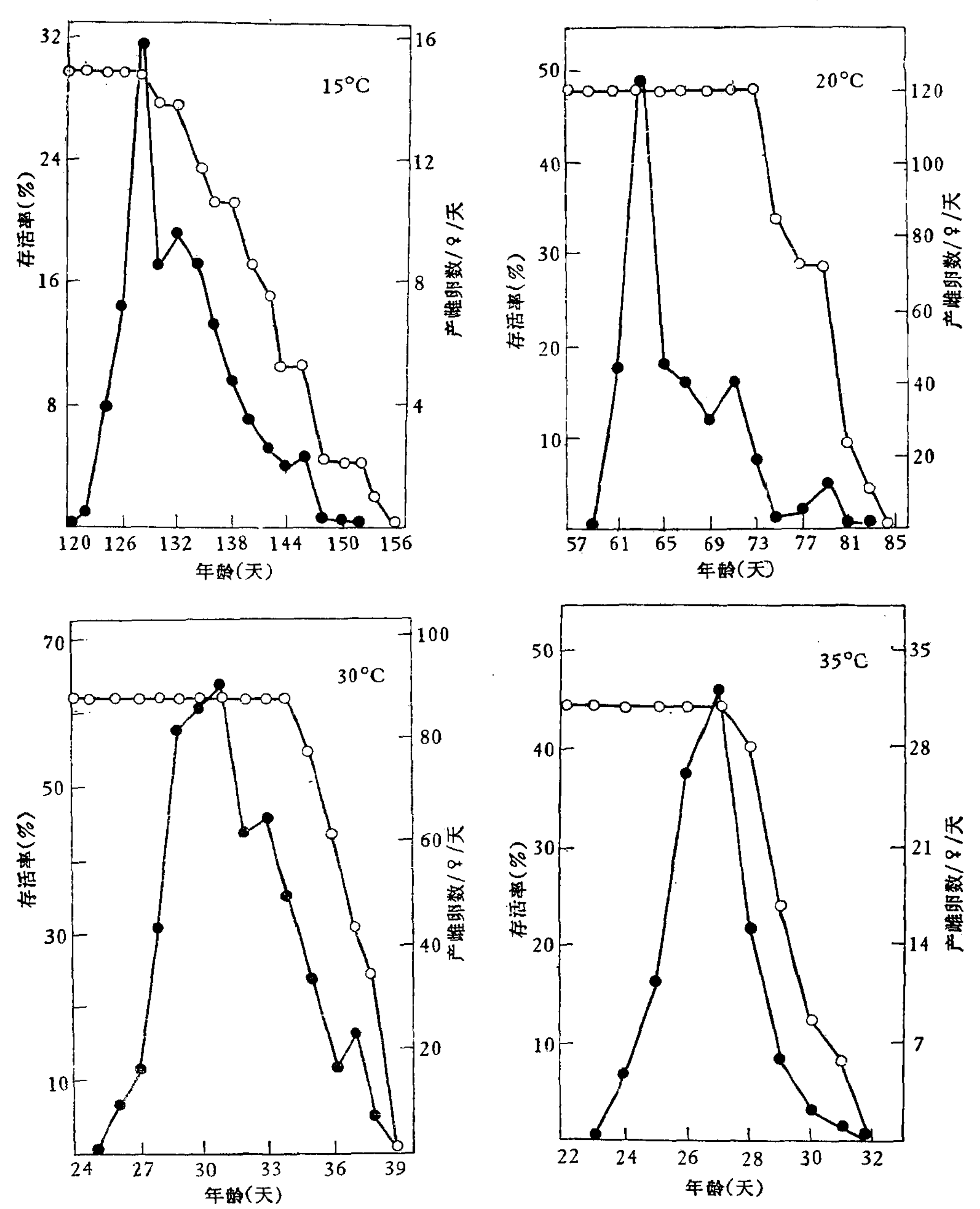


图 3　棉铃虫在 15°、20°、30°、35°C 下的年龄特征存活率(l_x 成虫部分)和年龄特征产雌数 (m_x) 曲线
○——○ l_x　●——● m_x (横座标的年龄均自卵产出之日起计算)

均产雌卵数，即年龄特征产雌数（m_x）来表述种群的繁殖力。我们假设在所有的试验温度下，棉铃虫种群的性比（包括当代和下一代）均为 50:50，且两性的死亡机率相等，这样，整个未成熟期的存活率也就是雌性个体的存活率，m_x 就是到年龄 x 时尚存活的雌性成虫产卵数的一半。图 3、4 表示在不同温度下棉铃虫雌蛾的年龄（均自卵产出之日算起）特征存活率和产雌卵数。

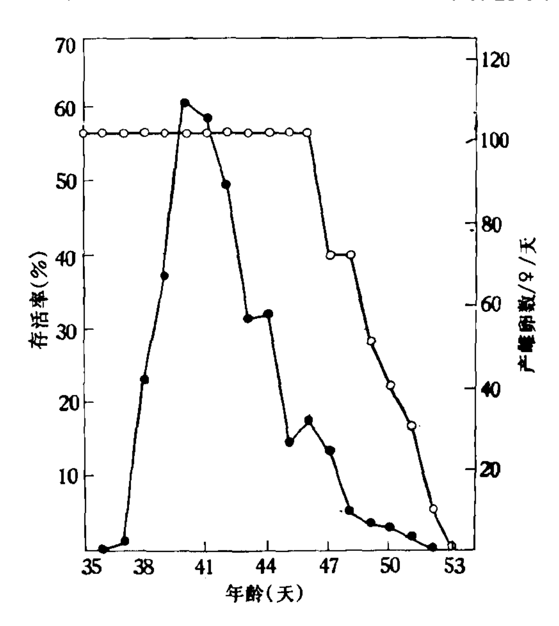


图 4 棉铃虫在 25℃ 下的年龄特征存活率（l_x 成虫部分）和年龄特征产雌数（m_x）曲线

○——○ l_x ●——● m_x

（横座标年龄从卵产出之日起计算）

1. 产卵期 在 25℃ 条件下，雌蛾羽化后第二天即开始产卵，温度高于或低于25℃，产卵前期均有不同程度的延长，低温无疑会延缓卵粒的成熟，高温看来对成虫的繁殖行为也有某种抑制作用。

2. 产卵量和产卵速率 25℃ 时，雌蛾平均产卵量最大，在其余温度下，产卵量均有不同程度的下降。在五种试验温度下，成虫产卵速率曲线均呈"∧"形曲线。15℃ 时，曲线的峰明显地偏向前部，峰后的产卵期拖得较长；随着温度的升高，曲线的峰逐渐向中部移动，峰后产卵期相应缩短；在 35℃ 时，雌蛾的产卵速率曲线基本上是正"∧"形曲线。

3. 存活率 虽然成虫的平均寿命随温度的升高而缩短，但它的年龄特征存活率却是另一种情况：在 20°—30℃ 之间，个体死亡主要集中在成虫生活后期；而在试验的极端温度下，个体开始死亡的时间提前到成虫生活前期（15℃）或中期（35℃）。

三、内禀增长能力的计算

表 3 是根据上述试验资料，按照 Birch（1948）和 Andrewartha 等（1954）的方法组建的棉铃虫实验种群繁殖特征生命表之一。表 3 中的年龄 x 从卵（♀）产出之日算起；l_x 是同一天产出的一批卵发育至 x 年龄时的存活率；m_x 是发育到 x 年龄时尚存活着的雌蛾在该年龄时平均产卵数的 $\frac{1}{2}$、即平均产雌卵数；R_0 就是净繁殖率。以 xl_xm_x 的积加值被除以 R_0 即可求出世代平均历期（T）。然后，再按下述公式分别计算该试验种群在不同温度下的内禀增长能力（r_m）和周限增长速率（λ）

$$r_m = \frac{\log_e R_0}{T} \quad (1)$$

$$\lambda = e^{r_m} \quad (2)$$

式中 e 为自然对数之底

周限增长速率就是该种群在试验条件下，经过单位时间后的增翻倍数。

表 3　在 25℃ 条件下，棉铃虫实验种群繁殖特征生命表

年龄(天) (x)	存活率 (l_x)	平均产雌数 (m_x)	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
0	1.000		} 未成熟期	
⋮	⋮			
34	0.563	0	0	0
35	0.563	0.10	0.0563	1.9705
36	0.563	2.20	1.2386	44.5896
37	0.563	42.05	23.6742	875.9454
38	0.563	66.70	37.5521	1426.9798
39	0.563	108.05	60.8322	2372.4558
40	0.563	105.15	59.1995	2367.9800
41	0.563	89.20	50.2196	2059.0036
42	0.563	56.20	31.6406	1328.9052
43	0.563	57.30	32.2599	1387.1757
44	0.563	26.60	14.9758	658.9352
45	0.563	31.65	17.8190	801.8550
46	0.394	34.20	13.4748	619.8408
47	0.394	9.60	3.7824	177.7728
48	0.282	6.90	1.9458	93.3984
49	0.225	5.95	1.3388	65.6012
50	0.169	3.25	0.5493	27.4650
51	0.056	0	0	0
52	0	0	0	0
总　计			$R_0 = 350.5589$	14309.8740

就 25℃ 而言，$R_0 = 350.5589$，$T = 40.82$，$r_m = 0.144$，$\lambda = 1.154$/天　这就是说，在这种温度下，棉铃虫实验种群在理论上将逐日以 1.154 倍的速率不断作几何级数增长。

Birch (1948) 和 Andrewartha 等(1954) 指出，在 r_m 较大、产卵期比未成熟期长的种群中，用这种方法估测的 r_m 往往偏低。棉铃虫的产卵期虽短于未成熟期，但它的 r_m 值较大，因此，上述 r_m 值低估的可能性很大，尚需根据 Birch (1948) 建议的方程式进一步计算 r_m 的精确值。

$$\sum e^{7-r_m x} l_x m_x = 1097 \qquad (3)$$

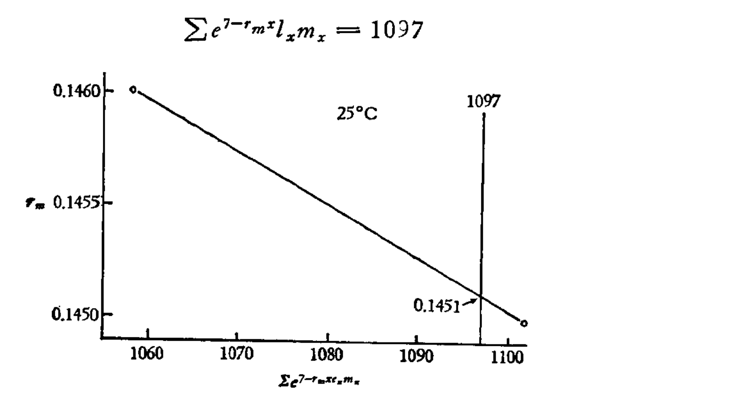


图 5　r_m 的精确值的估测

式中 x、l_x、m_x 均取自种群繁殖特征生命表中的相应数值，然后以比 r_m 计算值稍大的数值代入方程式(3)试探，直到方程式右边的值最接近 1097。试探结果，在 25℃ 时，r_m 应在 0.145—0.146 之间，用内插法估测，r_m 的精确值为 0.1451（图 5），相应的周限增长速率为 1.156/天。

四、稳定年龄组配和瞬时出生率、瞬时死亡率

稳定年龄组配　在一定的环境条件下，每个动物种群在不同发育阶段（或年龄）都有特定的死亡率和出生率，如果一个动物种群始终在恒定的环境中繁衍，空间和食物等都不受限制，也不受同种其它个体和异种生物（包括天敌）的影响，那么，最终该种群将达到一个稳定的年龄分布，这时它的瞬时出生率和瞬时死亡率才趋于恒定，两者之差就是该种群的瞬时增长速率，也即内禀增长能力。因此在测定种群的内禀增长能力时，必须同时说明种群的稳定年龄分布。

表 4 按照 Birch（1948）的方法列出了棉铃虫试验种群稳定年龄分布的计算过程。从表中可以看出，如果温度始终恒定在 25℃，其它试验条件也保持不变，棉铃虫实验种群以 $r_m = 0.1451$ 速率无限地扩张，那么该种群最终的理论稳定年龄组配将为：卵占 39.22%，幼虫占 57.25%，蛹占 3.11%，成虫占 0.41%。十分有趣的是，在这样一个理论种群中，整个未成熟期所占的比例竟达 99.5% 以上，成虫不到 0.5%，这主要是因为在该种条件下，棉铃虫实验种群的 r_m 相当大，同时未成熟期较成虫期为长的缘故。

瞬时出生率和瞬时死亡率　由试验测定的 r_m 精确值，根据公式(4)和(5)，即可计算

表 4　棉铃虫实验种群在 25℃ 时的稳定年龄组配

年龄组 x	生命表存活率 L_x	$e^{-r_m^*(x+3)}$	$L_x e^{-r_m(x+3)}$	稳定分布百分比 $100\beta L_x e^{-r_m(x+3)}$	
0—3	0.857	0.6471	0.5546	36.5925	39.2187（卵）
3—6	0.839	0.4187	0.3513	23.1788	
6—9	0.830	0.2709	0.2248	14.8323	57.2507（幼虫）
9—12	0.820	0.1753	0.1437	9.4813	
12—15	0.811	0.1134	0.0920	6.0702	
15—18	0.811	0.0734	0.0595	3.9258	
18—21	0.763	0.0475	0.0362	2.3885	
21—24	0.661	0.0307	0.0203	1.3394	3.1102（蛹）
24—27	0.636	0.0199	0.0127	0.8379	
27—30	0.612	0.0129	0.0079	0.5212	
30—33	0.589	0.0083	0.0049	0.3233	
33—36	0.563	0.0054	0.0030	0.1979	
36—39	0.563	0.0035	0.0020	0.1320	0.4131（成虫）
39—42	0.563	0.0023	0.0013	0.0858	
42—45	0.563	0.0015	0.0008	0.0528	
45—48	0.394	0.0009	0.0004	0.0264	
48—51	0.169	0.0006	0.0001	0.0066	
51—54	0				
总　计		$1/\beta = 1.5155$		99.9927	

* $r_m = 0.1451$

瞬时出生率 (b) 和瞬时死亡率 (d)

$$b = \frac{r_m \beta}{e^{r_m} - 1} \quad (4)$$

$$d = b - r_m \quad (5)$$

式中 β 取自表 4。棉铃虫实验种群在 25℃ 条件下，$r_m = 0.1451$, $\beta = 0.6598$ (表 4)，所以瞬时出生率和瞬时死亡率分别为 0.6135、0.4684。

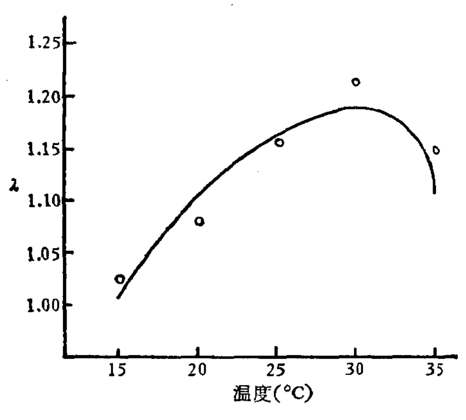


图 6　温度与棉铃虫种群周限增长速率 (λ) 的关系

表 5 比较了棉铃虫实验种群在五种恒温条件下的主要统计值。从这些比较中可以看出，就成虫的平均总产卵数、日平均产卵数和净繁殖率而言，均以 25℃ 时为最佳；就实验种群的内禀增长能力来看，则以 30℃ 时为最大；在试验的温度范围内，棉铃虫实验种群的内禀增长能力与温度的关系呈抛物线趋势(图 6)，图中以 λ 而不以 r_m 作纵座标，是因为前者更为直观、亦更易于

表 5　在五种温度下，棉铃虫实验种群主要统计量的比较

温度(℃)			15	20	25	30	35
未成熟期	历期(天)	♀	118.64±1.35	55.53±0.88	34.34±0.32	23.88±0.25	21.98±0.23
		♂	126.59±1.66	59.35±0.50	36.03±0.24	24.44±0.16	23.00±0.28
		平均	122.62	57.44	35.19	24.16	22.49
	存活率(%)		29.7	48.2	56.3	61.4	44.0
平均世代历期(天)			131.12	66.00	40.82	31.27	27.94
成虫寿命(天)		♀	22.7±2.3	21.9±1.1	13.7±0.6	13.1±0.5	7.0±0.5
		♂	23.6±1.8	19.0±1.7	14.6±0.8	13.3±0.5	6.6±0.6
		平均	23.2	20.5	14.2	13.2	6.8
繁殖力	平均产卵数		151.9±75.9	730.4±137.8	1270.2±76.5	1187.2±107.6	193.1±15.0
	平均每天产卵数		6.69	33.35	92.72	90.63	27.59
	净繁殖率(R_0)		18.89	170.72	350.56	347.25	38.03
内禀增长能力		r_m	0.0225	0.0786	0.1451	0.1902	0.1368
		λ	1.023/天	1.081/天	1.156/天	1.210/天	1.147/天
瞬时出生率 (b)			0.3522	0.5074	0.6135	0.5971	0.5626
瞬时死亡率 (d)			0.3297	0.4288	0.4684	0.4069	0.4258
各发育期在稳定年龄组配中所占的百分比		卵	22.83	38.55	39.22	35.36	26.50
		幼虫	62.08	53.21	57.25	59.32	60.21
		蛹	13.73	7.53	3.11	4.45	10.44
		成虫	1.36	0.71	0.41	0.86	2.84

理解。图 6 的方程式是

$$y = 0.4759 + 0.0475x - 0.0008x^2$$

令其导数为 0，则 $x = 29.69$，$y = 1.1810$，以此值代入公式(2)，得 $r_m = 0.1665$。由此可见，在最适温度(29.69℃)下，棉铃虫实验种群理论上将逐日以 1.1810 倍的速率不断作几何级数增长。

表 5 还表明，在五种试验温度下，在棉铃虫种群的理论稳定年龄组配中，未成熟期都占有很高的比例，成虫所占的比例不到 3%。

讨 论

内禀增长能力作为昆虫物种的一个特性，既取决于物种的遗传性，也受环境条件的影响。研究昆虫的内禀增长能力可以为比较不同种昆虫在自然界的丰盛度提供某些理论依据。例如，Howe (1953) 曾经比较过九种仓库害虫的内禀增长能力，发现澳洲珠蜱 *Ptinus tectus* 的 r_m 最大，它也正是英国唯一的一种重要仓库害虫；而 r_m 较小的 *Niptus hololeucus* 多年来数量一直都很少。

研究昆虫的内禀增长能力也可以为害虫的预测预报提供有用的资料。表面上看来，似乎害虫的产卵量越大，它的增殖速率就越快。实际上，昆虫种群的增长不仅与它的产卵量有关，而且还取决于它的存活率，发育速率和产卵速率。内禀增长能力同时综合了上述诸因素对昆虫种群数量变动的影响，从理论上说，它应当能比任一单项指标更精确地表述昆虫种群数量变化的情况。本试验的结果表明，棉铃虫种群的内禀增长能力与温度有密切关系。在 15°—30℃ 之间，它的 r_m 随着温度的升高而增大，当温度继续上升至 35℃ 时，r_m 则急剧下降。从表 5 中可以看出，低温对种群增长的不利影响是通过延长发育期，增加死亡率，降低产卵量和产卵速率达到的；高温的不利影响则主要是通过增加死亡率和降低总产卵量实现的。根据这些结果，我们可以较有把握的预测，当基数较大，平均温度又较长时间地维持在 30℃ 左右时，棉铃虫猖獗的可能性很大。

Barlow (1962)在六种温度下研究了两种蚜虫 *Myzus persicae* 和 *Macrosiphum euphobiae* 的内禀增长能力，发现在温度相同时，前者的 r_m 总比后者大，原因是前者发育更快，他认为在决定这两种蚜虫种群的内禀增长能力方面，发育速率比产出的总后代数更为重要。从表 5 中可以看出，棉铃虫的发育速率与产卵量在决定其内禀增长能力方面的相对重要性随温度的变动而异：例如，在 25°—30℃ 之间，平均产卵量差异不大，所以发育速率对 r_m 的影响更重要；在 30°—35℃ 之间，发育速率相差不大，但产卵量相差悬殊，因此，后者的影响更为显著。

研究昆虫的内禀增长能力也可以为合理引进和利用天敌提供依据。White 等(1977)曾研究过苹果园中捕食性螨 *Z. mali* 的内禀增长能力，并与两种植食性螨和其它三种捕食性螨进行了比较，发现它的 r_m 不如其它捕食性螨大，因而不是控制害螨的有效因子，但由于它的食量小、适应性强，在植食性螨密度很低时，它仍能保持一定的密度，所以在控制害螨的越冬密度方面仍有一定的意义。

当然，内禀增长能力的实际应用要比理论研究复杂得多。首先，只有保持稳定的环境

条件，昆虫种群的内禀增长能力才趋于恒定，在自然条件下，这是不可能实现的。其次，绝大多数昆虫种群的增长或多或少都与密度有关，尤其像棉铃虫等有自相残杀习性的昆虫，密度的影响更不能忽视。此外，人类的生产活动、天敌的作用等也都直接或间接地影响昆虫种群的增长。尽管如此，如果在同类环境中的几种害虫，它们的密度效应大致相同，主要天敌等的作用也没有重要差异，那么根据其内禀增长能力，我们仍可相当有把握地估计它们的发展趋势。如果系统地研究了不同环境因素对某昆虫种群内禀增长能力的影响，我们就能较为准确地推测在某一特定情况下，该种群将以何种速率增长，并采取相应措施进行控制。

参　考　文　献

林昌善 1964 动物种群数量变动的理论与试验研究 II. 杂拟谷盗 *Tribolium confusum* (H.) 的内禀增长能力 (r_m) 的研究。动物学报**16**(3):323—38。

吴坤君、陈玉平、李明辉 1978 不同温度下的棉铃虫实验种群生命表。昆虫学报**21**(4):385—92.

Andrewartha, H. G. and L. C. Birch 1954 The distribution and abundance of animals. The Chicago University Press.

Barlow, C. A. 1962 The influence of temperature on the growth of experimental populations of *Myzus persicae* (Sulxer) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), Aphididae. *Can. J. Zool.* **40**: 145—56.

Birch. L. C. 1948 The intrinsic rate of natural increase in an insect population. *J. Anim. Ecol.* **17**: 15—26.

Birch, L. C. 1953 Experimental background to the study of the distribution and abundance of insect. I. The influence of the temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. *Ecology* **34**: 698—711.

Howe, R. W. 1953 Studies on beetles of the family Ptinidae. III. The intrinsic rate of increase of some Ptinid beetles. *Ann. Appl. Biol.* **40**: 121—34.

Laing, J. E. 1969a Life history and life table of *Tetranychus urticae* Koch. *Acarologia* **11**: 32—42.

Laing, J. E. 1969b Life history and life table of *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt). *Ann. ent. Soc. Am.* **62**: 978—82.

Lamb, K. P. 1961 Some effects of fluctuating temperatures on metabolism, development and rate of population growth in the cabbage aphid. *Brevicoryns brassicae*. *Ecology* **42**: 740—5

Laughlin, R. 1965 Capacity for increase: a useful population statistic *J. Anim. Ecol.* **34**: 77—91.

Leslie. P. H. and R. M. Ranson 1940 The mortality, fertility and rate of natural increase of the vole (*Microtus agrestis*) as observed in the laboratory. *J. Anim. Ecol.* **9**: 27—52.

Shih, C. I. T., S. L. Poe & H. L. Cromroy 1976 Biology, life table and intrinsic rate of increase of *Tetranychus urticae*. *Ann. ent. Soc. Am.* **69**: 362—4.

White, N. D. and J. E. Laing 1977 Some aspects of the biology and a laboratory life table of the acarine predator, *Zetzellia mali*. *Can. Ent.* **109**: 1275—81.

INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE GROWTH OF LABORATORY POPULATION OF THE COTTON BOLLWORM, *HELIOTHIS ARMIGERA* (HÜBNER)

WU KUEN-CHUN CHEN YU-PING LI MING-HUI
(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

Some of the results of a laboratory study on the relationship between temperature and the population dynamics of the cotton bollworm (*H. armigera*) are presented in the paper. The rates of development of the immature stages of the cotton pest were determined at 5 constant temperatures from 15° to 35° C and fitted to logistic curves. The threshold temperature and thermal requirment for the development of immature stage was calculated to be about 11°C and 505°D (day-degree), respectively.

The life tables (l_x) and the age schedules of female birth (m_x) were constructed. The innate capacities for increase and other useful indices of the laboratory population were compared at 5 temperatures. At 30°C the innate capacity for increase (r_m) was determined to be 0.1902 and the finite rate of increase (λ) to be 1.210/day. The mean length of a generation (T) was calculated to be 31.27 days and the net reproductive rate (R_0) to be 347.25. Above or below 30°C, r_m fell to some extent and the lowest occured at 15°C. Therefore, the relationship between the temperatures and the innate capacities for increase of the pest showed a parabolical trend.

The theoretical stable age distributions revealed that very high proportion of the immature stage (above 97%) was presented in the laboratory populations as compared with the adult stage (less 3%) at all the temperatures tested.

The ecological significance to study innate capacity for increase was briefly discussed.